

Emisión de CO₂ de troncos de varias especies arbóreas

J. Rodríguez Calcerrada¹,
Doctor en Biología

R. López¹,
Doctor Ingeniero de Montes

R. Salomón¹,
Ingeniero de Montes

C. Jiménez¹,
Ingeniero Técnico Forestal

G. González¹,
Ingeniero Técnico Forestal

M. Valbuena-Carabaña¹,
Doctor en Biología

J. Alonso¹,
Ingeniero Técnico Forestal

L. Gil¹,
Doctor Ingeniero de Montes

¹ Grupo de Investigación en
Genética y Fisiología Forestal,
E. T. S. I. Montes,
Universidad Politécnica
de Madrid

La respiración del tronco es un proceso complejo; su regulación e implicaciones ecológicas están relativamente poco estudiadas. En este trabajo se ha cuantificado la velocidad de emisión de dióxido de carbono (CO₂) de los troncos de seis especies forestales al final de otoño, seleccionando individuos dominantes y suprimidos para su comparación. Considerando la velocidad de emisión de CO₂ como un indicador aproximado de la respiración de mantenimiento, los resultados sugieren que los troncos de los árboles dominantes respiran más que los dominados porque tienen más cantidad de células vivas en la madera y la corteza interna o floema. Las especies difieren también en sus tasas de respiración. El melojo (Quercus pyrenaica) es la especie cuyo tronco emite más CO₂ (0,75 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) debido a que su madera tiene una elevada proporción de tejido vivo: parénquima radial y axial que le sirve de almacén de sustancias de reserva y nitrógeno, y que favorece su profusa capacidad de rebrote. Las hayas (Fagus sylvatica) y los serbales (Sorbus aucuparia) emiten menos CO₂: 0,28 y 0,22 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, respectivamente. En el caso del haya la razón es la escasa actividad metabólica de sus células vivas, mientras que en el caso del serbal, la principal razón es la escasez de células vivas en la madera. Estos resultados ponen de manifiesto la relación de la respiración del tronco con ciertas características ecológicas específicas, como la capacidad de rebrotar o la tolerancia a la sombra y la sequía.

LA RESPIRACIÓN DEL TRONCO Y SU PAPEL EN EL BALANCE DE CARBONO DEL ECOSISTEMA

Los bosques juegan un papel importante en la dinámica del dióxido de carbono (CO_2) en la atmósfera. A través del crecimiento, los árboles fijan importantes cantidades de carbono (C) en la madera; en España, en torno a 1,4 Mg de C por hectárea y año (Vayreda *et al.*, 2012). A nivel mundial, se desarrollan políticas medioambientales encaminadas a favorecer el secuestro de C a través de plantaciones a gran escala o la aplicación de una gestión de los bosques dirigida a fomentar la productividad. No en vano los bosques son responsables del 60 % del C que absorben los ecosistemas terrestres, que varía entre 0,3 y 5,0 Pg de C por año, y equivale a algo menos de la mitad del C liberado a la atmósfera por las actividades humanas (Canadell *et al.*, 2007; Beer *et al.*, 2011). Ello ha llevado a la creación de un mercado del C, aun en pleno proceso de implantación y con muchas incógnitas y puntos conflictivos.

La acumulación de C en los tejidos leñosos del árbol depende en gran medida del balance entre la ganancia bruta de CO_2 a través de la fotosíntesis y la pérdida de CO_2 mediante la respiración de hojas, ramas, troncos y raíces. Tanto las tasas de fotosíntesis como de respiración están relacionadas con la temperatura, debido al efecto de esta en la actividad enzimática celular. El aumento de las temperaturas en el futuro podría generar un aumento de la fotosíntesis, pero también de la respiración vegetal, que es responsable de la emisión a la atmósfera de 60 Pg de C al año (Schimel, 1995), aproximadamente siete veces la cantidad liberada por las actividades ligadas al ser humano en la actualidad (Ciais *et al.*, 2013; **Fig. 1**). En qué medida la fotosíntesis y la respiración variarán en el futuro es una incógnita, pero el aumento de las temperaturas podría ralentizar la absorción de C de nuestros bosques (Vayreda *et al.*, 2012), así que es preciso seguir investigando para tomar medidas preventivas de adaptación al cambio global. Predecir y mejorar el papel de los bosques como sumideros de C pasa por llegar a conocer cómo la variación genética, las prácticas selvícolas o los factores ambientales afectan a la ganancia y pérdida de CO_2 de los ecosistemas.

La respiración del tronco es un ele-



Figura 1. Esquema simplificado del balance de carbono (C) de los ecosistemas terrestres en comparación a la liberación de C asociada a las actividades humanas. La ganancia neta de C se calcula de modo simplificado a través de la diferencia entre la fotosíntesis y la liberación de C a través de la respiración vegetal, la emisión de compuestos orgánicos volátiles, los fuegos y la respiración heterótrofa, es decir, de animales, hongos y bacterias. Los valores están expresados en Pg C año⁻¹. Modificado de Ciais *et al.* (2013)

mento del balance de C del árbol y del ecosistema que ha sido relativamente ignorado. Con respecto al estudio de las hojas y el suelo, el estudio de los troncos ha recibido mucha menos atención en la literatura internacional y nacional. Existen muy pocos trabajos en los que se hayan estudiado los procesos respiratorios de órganos leñosos de especies agroforestales españolas (e.g. Martínez *et al.*, 2002; Brito *et al.*, 2010; Pérez-Priego *et al.*, 2014; Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2014). Aunque en determinadas circunstancias las tasas de emisión de CO_2 podrían no corresponderse completamente con las tasas de respiración (Teskey *et al.*, 2008), la emisión de CO_2 es en general un buen indicador de la respiración del tronco, y, por tanto, depende de la cantidad de células vivas y de su actividad metabólica.

La actividad metabólica de los troncos es más baja que la de otros órganos, como las hojas, las raíces finas o incluso las ramas. La principal razón es la elevada proporción de tejido muerto en la madera. La labor de sostén y conducción de agua y sales minerales de los troncos no precisa de elementos vivos, lo que supone un considerable ahorro energético para el árbol. La albura es la parte de la madera que contiene células parenquimáticas vivas, en

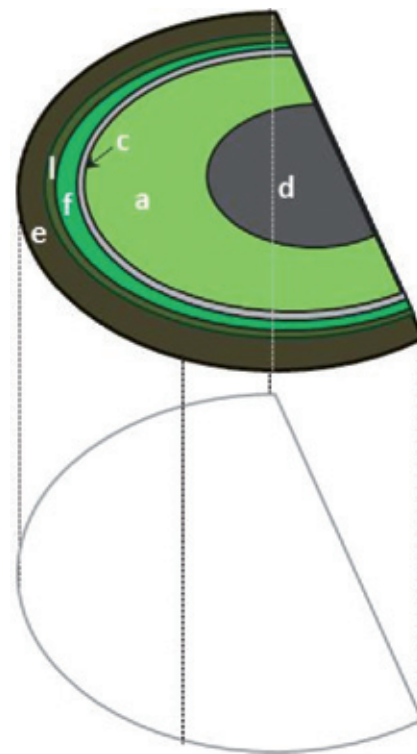


Figura 2. Esquema simplificado de la anatomía de un tronco. La madera o xilema forma la parte central del tronco, y está compuesta por la albura (a), que contiene células vivas de parénquima, y el duramen (d), cuyas células parenquimáticas han muerto. El cambium (c) es una fina capa de células vivas más externa y cuyas células pueden dividirse y diferenciarse en xilema hacia el interior y floema hacia el exterior. El floema (f) o corteza interna tiene células vivas que participan en la conducción de la savia elaborada desde las hojas hacia el tronco y las raíces. La capa más externa del tronco la compone la corteza externa (e), sin actividad respiratoria porque sus células están muertas. La corteza externa se origina en el felógeno (l), análogo al cambium, y cuya división forma hacia el interior la felodermis (no mostrada), compuesta por unas pocas filas de células parenquimáticas

contraposición al duramen, en donde dichas células están muertas. La albura tiene un grosor relativamente elevado con respecto a otros componentes del tronco como el floema o el cambium (**Fig. 2**), y su contribución a la respiración total es elevada. Para una masa o volumen dados de albura, la tasa de respiración dependerá de la cantidad de células parenquimáticas que contenga. A su vez, las células de parénquima respiran más a medida que su concentración de nitrógeno y azúcares es mayor; esto es así porque el nitrógeno forma parte de las enzimas respiratorias y porque los azúcares solubles son los principales sustratos del proceso de la respiración (Atkin *et al.*, 2005).

La conducción de savia elaborada a través del floema es un proceso con cierto grado de regulación celular, lo que acarrea un gasto metabólico. El floema está mayoritariamente compuesto por células vivas, sin núcleo pero con protoplasto, y con una elevada actividad respiratoria (Pruyn *et al.*, 2005). Sin embargo, su contribución a la emisión total de CO₂ es relativamente baja con respecto a otros tejidos debido a su escaso grosor (**Fig. 2**). Lo mismo sucede con el cámbium, con una alta actividad respiratoria durante el periodo de división celular y formación del xilema y floema secundario, pero una baja contribución a la respiración total del tronco durante el periodo en que no hay crecimiento debido a su baja actividad y su grosor de apenas unas filas de células (Edwards & Hanson, 1996).

Los rasgos anatómicos y funcionales del tronco –espesor de la albura, cantidad de células vivas, concentración de nutrientes, etc.– condicionan los requerimientos ecológicos de las especies. Por ello cabría esperar que características como la tolerancia a la sombra, la sequía o las perturbaciones estuviesen relacionadas con las características anatómicas y funcionales de la madera y, a su vez, con la tasa de respiración y emi-

sión de CO₂ de los troncos. Además, es también razonable pensar que las tasas de respiración de la madera difieran dentro de una misma especie. Así, los árboles dominantes y dominados podrían mostrar tasas de respiración diferentes.

OBJETIVOS

Este trabajo tiene por objeto cuantificar la tasa de emisión de CO₂ de los troncos de seis especies de árboles, e investigar los factores que subyacen a la variabilidad entre especies e individuos dominantes y dominados. Las especies son: roble albar (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl), melojo (*Quercus pyrenaica* Willd.), haya (*Fagus sylvatica* L.), cerezo (*Prunus avium* L.), serbal (*Sorbus aucuparia* L.) y majuelo (*Crataegus monogyna* L.); todas ellas angiospermas de hoja caduca que crecen en El Hayedo de Montejo, localizado en el municipio de Montejo de la Sierra, en el nordeste de la Comunidad de Madrid (España). El Hayedo de Montejo tiene una gran relevancia ecológica y socioeconómica, derivada de la singularidad de las especies vegetales que alberga (**Foto 1**). Como ejemplo, el haya y el roble albar alcanzan en este bosque uno de sus límites más meridionales de su distribución europea. Un libro

reciente resume la historia del bosque y recoge una parte de los trabajos científicos que se han realizado en él en los últimos veinte años (Gil *et al.*, 2010).

Hayas, robles albares, cerezos y serbales son poco frecuentes en el centro y sur de la Península Ibérica, donde se encuentran restringidos a zonas algo húmedas; por el contrario, melojos y majuelos son más frecuentes (Costa *et al.*, 1997). Las fagáceas (haya, roble albar y melojo) constituyen la etapa final en el proceso de sucesión de las especies en el bosque, y llegan a dominar el dosel arbóreo, a diferencia de las rosáceas (cerezo, serbal y majuelo). Según datos de Niinemets & Valladares (2006) y Rodríguez-Calcerrada *et al.*, (2010), en una clasificación descendente de tolerancia a la sombra (haya > cerezo > serbal = roble albar > melojo > majuelo) el orden de las especies es prácticamente inverso al de su tolerancia a la sequía (melojo > majuelo > roble albar > cerezo > haya > serbal). Por último, todas estas especies poseen la capacidad de rebrotar, siendo el melojo la que rebrota con mayor vigor.

METODOLOGÍA

Este estudio se desarrolló en una parcela de El Hayedo de Montejo de algo menos de 1 ha, donde se habían georreferenciado y medido el diámetro de todos los árboles de más de 5 cm de diámetro. Se seleccionaron ocho árboles de cada especie, cuatro dominantes, con la copa bien expuesta al sol, y cuatro dominados, con la copa completamente cubierta por el dosel de copas (**Foto 2**).

A finales de otoño de 2012 se midió la emisión de CO₂ en los troncos seleccionados con un equipo de medición de intercambio gaseoso portátil (LI-6400, LI-COR Inc., EE UU). Para ello, se había acoplado previamente un adaptador a los troncos, que habían sido ligeramente lijados para eliminar líquenes, musgos y corteza suelta. Tras introducir la cámara de medida en el acoplador (**Foto 3**), el equipo se programa para que registre la velocidad con que el CO₂, liberado por el tronco aumenta en el interior de la cámara, obteniéndose finalmente un valor de emisión por unidad de superficie y tiempo ($\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

Tras completar estas medidas, se extrajeron testigos de madera para medir el grosor del floema, la albura y el duramen. La albura y el duramen se distinguían por un cambio de color en los dos robles, el cerezo y el serbal; en el



J. Rodríguez-Calcerrada

Foto 1. El Hayedo de Montejo, situado en la Comunidad de Madrid, es uno de los bosques con mayor diversidad forestal de España. Alberga especies de elevado valor ecológico por su singularidad en la zona

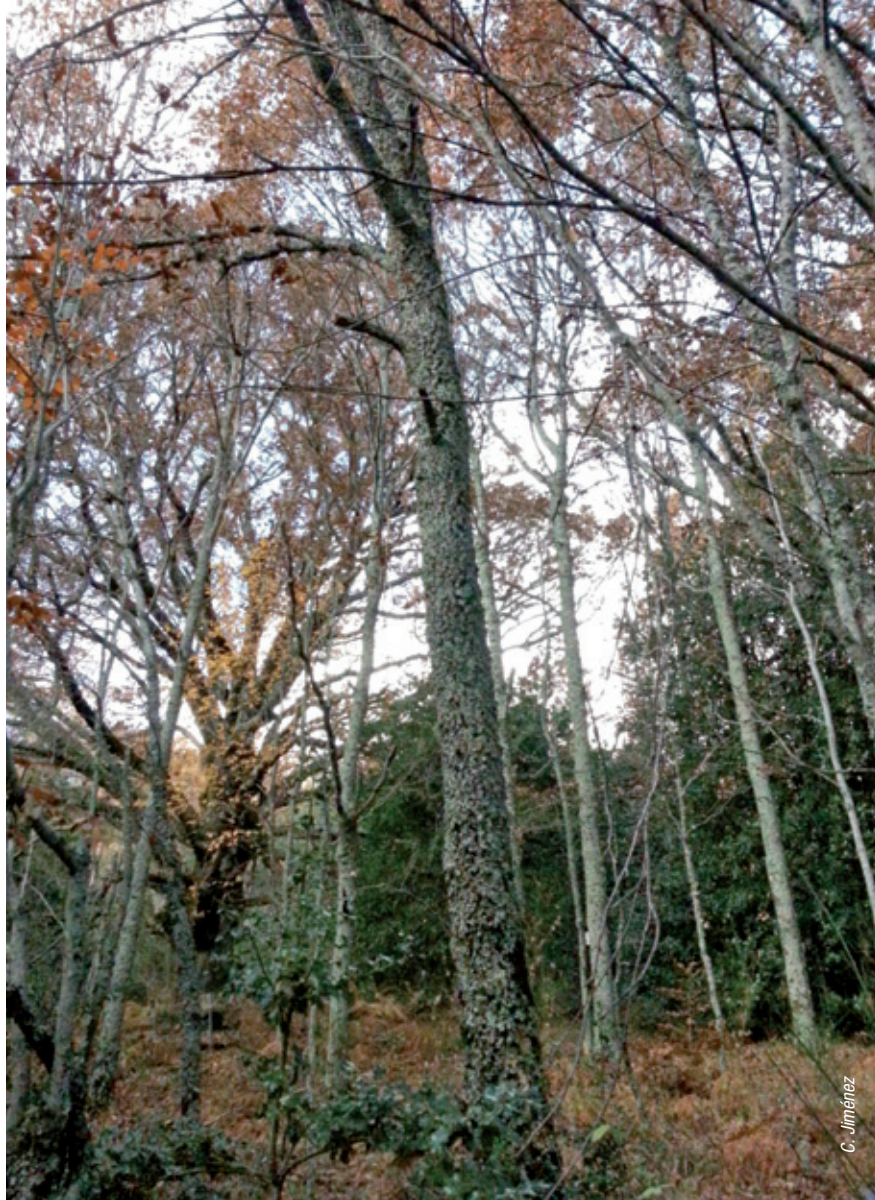


Foto 2. La presencia de individuos con distinta velocidad de crecimiento permite comparar árboles coetáneos dominados y dominantes. La edad media de los árboles dominados fue de treinta y siete años y la de los dominantes treinta y ocho

caso del haya y el majuelo, fue necesario aplicar lugol –una disolución de yodo y yoduro potásico que tiñe el almidón de color azul violeta– para distinguirlas. Con esta información se estimó la tasa de emisión de CO_2 por unidad de volumen de albura ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$). De las barrenas extraídas, y a partir de cortes anatómicos transversales y tangenciales de la albura teñidos con safranina y azul de alcian, se midió el contenido de células vivas de parénquima axial y radial. De este modo fue posible referir la tasa de emisión de CO_2 al volumen vivo de albura ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$).

La expresión de la tasa de emisión de CO_2 por unidad de superficie, así como por unidad de volumen y de volumen vivo de albura, permite indagar en las causas de la variabilidad de la respiración. Por otro lado, debido al efecto de la temperatura en la respiración, es

necesario comparar los valores entre árboles a una misma temperatura; en nuestro caso esa temperatura fue de 5°C . Para ello se midió la respiración y la temperatura del tronco en varios momentos a lo largo de varios días y, a partir de la relación entre ambas variables, se estimó la respiración a 5°C .

¿POR QUÉ ALGUNOS TRONCOS RESPIRAN MÁS QUE OTROS?

Los árboles dominantes mostraron mayores valores de respiración por unidad de superficie de tronco que los dominados (Fig. 3a). La razón es sencilla. Los árboles dominantes, con mayor diámetro a la altura del pecho que los dominados (19,7 frente a 10,1 cm, respectivamente), contienen mayor cantidad de tejido vivo, y por eso sus troncos respiran más y liberan más CO_2 a través de la corteza. Cuando se tiene

en cuenta el volumen de albura de cada clase social, las diferencias desaparecen. Así, los valores de respiración por unidad de volumen de albura o volumen de albura viva mostraron valores similares entre las dos clases sociales (Figs. 3b y c). Dicho de otro modo, la madera de los árboles dominados respira a un ritmo similar al de los dominantes, pero estos últimos tienen más madera viva, y por eso respiran más.

Este hecho tiene una implicación muy útil para la modelización a grandes

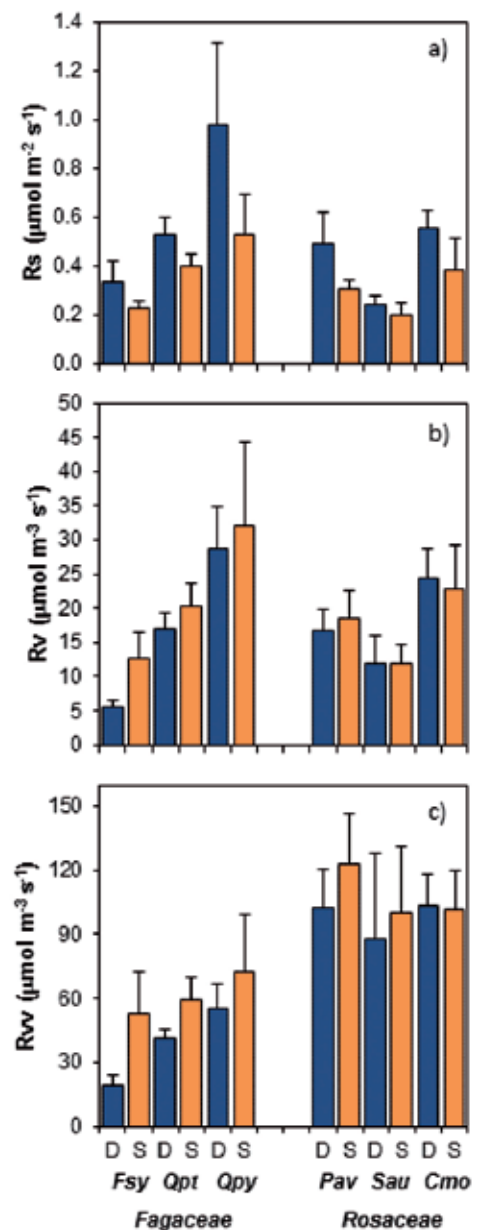


Figura 3. Tasa de emisión de CO_2 de troncos de árboles dominantes (D) y dominados (S) de seis especies (Fsy, haya; Qpt, roble albar; Qpy, melojo; Pav, cerezo; Sau, serbal; Cmo, majuelo) a una temperatura de 5°C . Se expresa en relación a distintas unidades de medida: superficie (Rs, a), volumen de albura (Rv, b) y volumen vivo de albura (Rvw, c). Los valores representan la media y el error estándar de cuatro árboles por grupo.

escalas espaciales. Si quisiéramos estimar la respiración de los troncos de un bosque o de una parcela, no tendríamos que considerar un valor de respiración distinto para los árboles dominados y dominantes. Bastaría con usar un único valor de respiración expresado en volumen de albura para ambos, y estimar el volumen de albura de los árboles en función de su diámetro. Más adelante se presenta un ejemplo de modelización en una parcela de El Hayedo.

Los árboles dominantes también tienen copas más voluminosas y compensan el consumo de azúcares de la respiración de los tejidos vivos del tronco con el aporte de azúcares procedentes de las hojas a través del floema; es decir, pueden permitirse un mayor gasto energético y respirar más que los dominados porque tienen más hojas. No obstante, la relación entre el volumen de copa y el coste respiratorio, es decir, el coste de perder C a través de la respiración, varía entre especies. Una especie tolerante a la sombra, que se establece bajo la competencia de otros árboles a la espera de que se abra un hueco en el dosel, debe minimizar tales costes para mantener un balance de C positivo. Las hayas son más tolerantes a la sombra que los melojos; las copas de los individuos dominados alcanzaron los 9,3 m de espesor (equivalente a un 84 % de la altura total del tronco) frente a los 3,6 m del melojo (49 % de la altura total). Sin embargo, el valor de respiración por unidad de superficie del tronco fue de $0,23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las hayas dominadas y $0,53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en los melojos dominados. Es decir, que las hayas aparentemente tienen un mayor aporte de C procedente de las hojas que no se consume –a través de la respiración– en el mantenimiento de los troncos. Ese excedente se acumula como C no estructural en forma de azúcares solubles y almidón, y se utiliza luego para crecer, florecer y fructificar. No en vano las hayas, dominadas o no, crecen más que los melojos.

Los troncos de melojo son los que más respiran; a través de su corteza liberan $0,75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$, una cantidad significativamente mayor que la de hayas ($0,28 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y serbales ($0,22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$; **Fig. 3a**). Esto no se debe a que los melojos tengan más albura que las otras especies, ya que el espesor de albura fue de 3,4 cm, similar a la del resto de especies excepto el haya (6,2 cm); más bien se



Foto 3. Posición del equipo durante la medida de emisión de CO_2

debe a la gran cantidad de células parenquimáticas vivas del melojo: 48 % del volumen de albura (**Foto 4**), superior a la del resto de especies, incluyendo el roble albar (37 %). De hecho, la profundidad de albura no fue el factor determinante de las diferencias de respiración entre especies (**Fig. 4a**). Como decimos, el haya fue la especie con mayor espesor de albura y, sin embargo, sus tasas de respiración fueron de las más bajas.

La principal causa de variación de la respiración del tronco entre especies reside en la proporción de células vivas de la albura, al menos en otoño, cuando los troncos han parado de crecer (**Fig. 4b**). De ahí que cuando se tiene en cuenta tal proporción, y se expresa la respiración por unidad de volumen vivo de albura, los valores de las especies cambian completamente. El haya sigue siendo la especie con menor tasa de respiración, pero en este caso seguida de los dos robles. Al contrario, las mayores tasas de respiración de la madera viva se produjeron en las rosáceas, y en especial en el cerezo (**Fig. 3c**), indicando que las células vivas de las rosáceas, y en particular del cerezo, tienen una actividad metabólica mayor que la de las fagáceas, y sobre todo, que las del haya. Quizás la mayor capacidad para colonizar sitios

abiertos y fértiles determine una mayor capacidad de almacenar nitrógeno de las células parenquimáticas del tronco de las rosáceas (Hamberg *et al.*, 2009), que por lo tanto respirarían a mayor ritmo que las de las fagáceas. Para llegar a ser más concluyentes en este aspecto se deben hacer análisis más profundos, por ejemplo, de rasgos bioquímicos de la madera.

La tolerancia a la sombra es una característica ecológica que está relacionada con la minimización de las pérdidas de C (Valladares & Niinemets, 2008). Sin embargo, hasta ahora, la mayoría de trabajos se habían centrado en las hojas y obviado las pérdidas de C de los tejidos leñosos. A pesar de ser la especie con mayor volumen de albura, el haya tiene troncos con una tasa de respiración baja porque su albura dispone de células vivas con una actividad baja. Las otras especies relativamente tolerantes a la sombra, el cerezo y el serbal, tienen bajas tasas de respiración por una razón distinta: tener poco volumen de albura viva, aunque células comparativamente muy activas.

Resulta igualmente llamativo que las especies más resistentes a la sequía (melojo, majuelo y roble albar) tuviesen más proporción de albura viva y

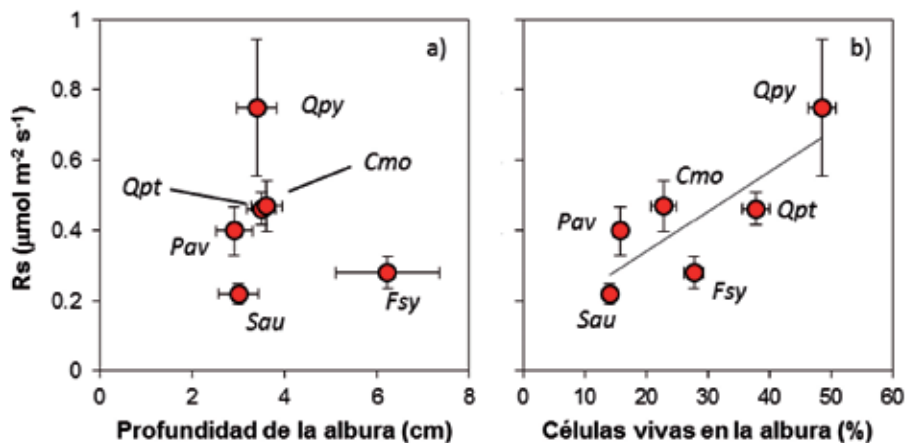


Figura 4. Tasa de emisión de CO_2 del tronco de seis especies (Fsy, haya; Qpt, roble albar; Qpy, melojo; Pav, cerezo; Sau, serbal; Cmo, majuelo), expresada por unidad de superficie y a 5°C . Los valores representan la media y el error estándar de ocho árboles por especie. El coeficiente de determinación (r^2) del modelo de regresión lineal es 0,66 y su significación estadística alcanza un P-valor de 0,050.



Foto 4. Imagen de un tocón de *Quercus pyrenaica* donde se identifican claramente los distintos partes del tronco: corteza, floema, albura y duramen. El árbol apeado no pertenece al Hayedo de Montejo

emitiesen más CO_2 que las menos resistentes (haya, serbal y cerezo). Esta tendencia se podría explicar a través de la necesidad de almacenar azúcares en climas adversos. Las especies adaptadas a sitios relativamente secos crecen poco en comparación con las especies menos resistentes a la sequía y más competitivas. Los azúcares sintetizados por las hojas se consumen en menor medida en el crecimiento, lo que resulta en un excedente que, en el caso de especies caducas, debe almacenarse en los troncos y raíces, sobre todo en las células vivas de la albura. La consecuencia es un tejido leñoso que respira

a gran velocidad, pero que confiere a los individuos ciertas ventajas adaptativas frente a perturbaciones y situaciones de estrés: rebrotar y tolerar la sequía.

¿CUÁNTO CO_2 SE LIBERA DESDE LOS TRONCOS?

A partir de los datos anteriores calculamos la respiración de los troncos de una parcela de 5.000 m^2 de El Hayedo, a lo largo de un día. Para ello, por un lado, se calculó el volumen de albura de cada árbol -a partir de relaciones específicas entre el diámetro y la altura- y el diámetro y el espesor de albura. Por otra parte, se calculó la respiración por

m^3 de albura de cada árbol en 24 h, usando el nivel basal R_V a 5°C de cada especie, y un coeficiente de sensibilidad de la respiración a la temperatura (Q_{10}) común para todas las especies. El valor de Q_{10} indica el cambio proporcional de la respiración que se produce por cada 10°C de aumento en la temperatura, y su valor medio fue 2,0 en nuestro caso.

Las especies *Ilex aquifolium* y *Sorbus aria* estaban presentes en nuestra parcela. Estas especies no fueron medidas, y sus valores de respiración y volumen de albura fueron estimados a partir de los valores medios de todas las especies –en el caso de *Ilex aquifolium*– o de los valores medios de *Sorbus aucuparia* –en el caso de *Sorbus aria*. En términos de densidad, la parcela estaba representada por todas las especies de El Hayedo de manera bastante homogénea. No obstante, la presencia de árboles de grandes dimensiones de melojo hizo que su contribución al área basimétrica total fuese de un 66 %. Como además la madera de melojo fue aquella con mayores tasas de respiración (Fig. 4b), el melojo resultó ser también la especie que más contribuyó a la emisión total de CO_2 en la parcela, 85 %, es decir, 6 kg C de los $7\text{ kg C ha}^{-1}\text{ día}^{-1}$ emitidos por el conjunto de árboles (Fig. 5). El hecho de que la contribución de cada especie a la respiración total se parezca más a la distribución del área basimétrica que a la densidad pone de manifiesto que el volumen de madera viva, más que la superficie de tronco expuesta, es determinante en la emisión de CO_2 por parte del fuste de los árboles.

A pesar de esta cifra, conviene recordar que los bosques actúan como sumideros de C a lo largo del año. Durante el periodo vegetativo, las pérdidas de C a través de la respiración se suelen compensar con las ganancias fotosintéticas, de modo que los árboles tienen un balance neto de C positivo y acumulan C en sus estructuras (hojas, tallos y raíces) y también en forma de reservas no estructurales (por ejemplo almidón). En la parcela de estudio, los troncos secuestran aproximadamente $4,2\text{ t de C ha}^{-1}\text{ año}^{-1}$ a través del crecimiento secundario (estimación realizada a partir de la densidad de la madera de cada especie y un contenido de C en la madera de 47 %). Ya en el periodo sin hojas, cuando se ha realizado este estudio, los árboles ca-

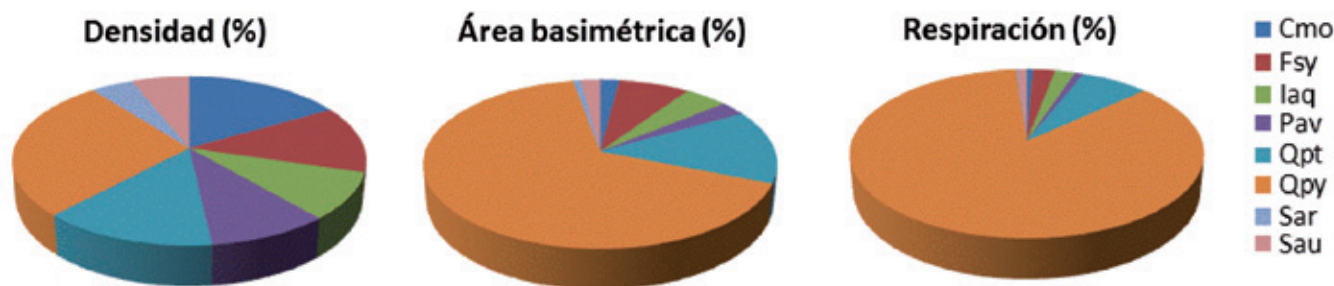


Figura 5. Características dasométricas y respiración de los troncos de una parcela mixta con (Cmo) *Crataegus monogyna*, (Fsy) *Fagus sylvatica*, (laq) *Ilex aquifolium*, (Pav) *Prunus avium*, (Qpt) *Quercus petraea*, (Qpy) *Quercus pyrenaica*, (Sar) *Sorbus aria* y (Sau) *Sorbus aucuparia*. La densidad total en la parcela es 622 pies ha^{-1} , el área basimétrica total es 28,3 $m^2 ha^{-1}$ y la respiración total es 7 kg C $ha^{-1} día^{-1}$.

ducifolios se mantienen vivos gracias a la respiración de parte de las reservas acumuladas previamente.

CONCLUSIONES

La variabilidad de la emisión de CO_2 entre los troncos de especies arbóreas está ligada a la proporción de células vivas que contiene la albura y a la propia actividad metabólica de dichas células.

La adaptación a la sequía, a la sombra o a las perturbaciones ha podido ejercer una presión evolutiva sobre la cantidad y actividad de madera viva y, por tanto, en las pérdidas de carbono a través de la respiración. El CO_2 liberado por los troncos en una parcela del Hayedo de Montejo supone aproximadamente un 14 % del CO_2 liberado por todos los elementos del ecosistema (hojas, troncos, ramas,

raíces y microorganismos del suelo), si tomamos como referencia la liberación de bosques caducifolios templados: alrededor de 18 t de C $ha^{-1} año^{-1}$.

AGRADECIMIENTOS

A Meng Li, José Carlos Miranda y Aída Rodríguez por la ayuda en el campo, y a la Comunidad de Madrid por el apoyo para realizar este trabajo. F

Bibliografía

ATKIN, O.K., BRUHN, D. & TJOELKER, M.G. (2005). Response of plant respiration to changes in temperature: mechanisms and consequences of variations in Q10 values and acclimation. En: Lambers, H., Ribas-Carbó, M. (eds.). *Plant respiration. From cell to ecosystem*, Springer, Dordrecht, the Netherlands, pp. 95-135.

BRITO, P., MORALES, D., WIESER, G. & JIMÉNEZ, M.S. (2010). Spatial and seasonal variations in stem CO_2 efflux of *Pinus canariensis* at their upper distribution limit. *Trees – Structure and Function* 24: 523-531.

CANADELL, J.G., PATAKI, D.E., GIFFORD, R., HOUGHTON, R.A., LUO, Y., RAUPACH, M.R., SMITH, P. & STEFFEN, W. (2007). Saturation of the terrestrial carbon sink. En: Canadell, J.G., Pataki, D.E., Pitelka, L.F. (eds.). *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pp. 59-78. Global Change — The IGBP Series, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

CAIAS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA, A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M., JONES, C., LE QUÉRE, C., MYNENI, R.B., PIAO S. & THORNTON, P. (2013). Carbon and Other Biogeochemical Cycles. En: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex V., Midgley, P.M. (eds.). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

COSTA, M., MORLA, C. & SAINZ, H. (eds.). (1997). *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Ed. Planeta, Barcelona, 572 pp.

EDWARDS, N.T., HANSON, P.J. (1996). Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. *Tree Physiology* 16: 433-439.

GIL, L., ALONSO NAGER, J., ARANDA GARCÍA, I., GONZÁLEZ DONCEL, I., GONZALO JIMÉNEZ, J., LÓPEZ DE HEREDIA, U., MILLERÓN, M., NANOS, N., PEREA GARCÍA-CALVO, R., RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J. & VALBUENA CARABAÑA, M. (2010). *El Hayedo de Montejo: una gestión sostenible*. Ed. Comunidad de Madrid.

HAMBERG, L., MALMIVAARA-LÄMSÄ, M., LEHVÄVIRTA, S. & KOTZE, J. (2009). The effects of soil fertility on the abundance of rowan (*Sorbus*

aucuparia L.) in urban forests. *Plant Ecology* 204: 21-32.

MARTÍNEZ, F., LAZO, Y.O., FERNÁNDEZ-GALIANO, J.M. & MERINO, J. (2002). Root respiration and associated costs in deciduous and evergreen species of *Quercus*. *Plant Cell and Environment* 25: 1271-1278.

NIINEMETS, Ü. & VALLADARES, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76: 521-547.

PÉREZ-PRIEGO, O., TESTI, L., KOWALSKI, A.S., VILLALOBOS, F.J. & ORGAZ, F. (2014). Aboveground respiratory CO_2 effluxes from olive trees (*Olea europaea* L.). *Agroforestry Systems* 88: 245-255.

PRUYN, M.L., GARTNER, B.L. & HARMON, M.E. (2005). Storage versus substrate limitation to bole respiratory potential in two coniferous tree species of contrasting sapwood width. *Journal of Experimental Botany* 56: 2637-2649.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J., CANO, F.J., VALBUENA-CARABAÑA, M. GIL, L., & ARANDA, I. (2010). Functional performance of oak seedlings naturally regenerated across microhabitats of distinct overstorey canopy closure. *New Forests* 39: 245-259.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J., MARTIN-STPAUL, N.K., LEMPEREUR, M., OURCIVAL, J.-M., DEL REY, M.C., JOFFRE, R. & RAMBAL, S. (2014). Stem CO_2 efflux and its contribution to ecosystem CO_2 efflux decrease with drought in a Mediterranean forest stand. *Agricultural and Forest Meteorology* 195-196: 61-72.

SCHIMEL, D.S. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1: 77-91.

TESKEY, R.O., SAVEYN, A., STEPPE, K. & MCGUIRE, M.A. (2008). Origin, fate and significance of CO_2 in tree stems. *New Phytologist* 177: 17-32.

VALLADARES, F. & NIINEMETS, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 237-257.

VAYREDA, J., MARTÍNEZ-VILALTA, J., GRACIA, M. & RETANA, J. (2012). Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Global Change Biology* 18: 1028-1041